

УДК 581.412+581.5

КОРНЕОТПРЫСКОВЫЕ РАСТЕНИЯ: ОБЗОР ВОЗМОЖНОЙ ПОВЕСТКИ

П.Ю. Жмылев¹, Г.А. Лазарева², О.В. Морозова³, И.В. Татаренко⁴

Корнеотпрыскость широко распространена среди двудольных растений. Однако различные стороны этого явления остаются до конца не ясными. В связи с этим в обзоре выделены следующие темы: таксономическое, морфологическое и экологическое разнообразие корнеотпрысковых растений, происхождение корнеотпрыскости и факторы образования корневых отпрысков. Особое внимание обращено на различия в подходах выделения группы «корнеотпрысковые растения».

Ключевые слова: корнеотпрысковые растения, корневые отпрыски, факторы корнеотпрыскости, разнообразие корнеотпрысковых растений, клональные растения.

Начало изучения корнеотпрысковых растений теряется в глубине веков. Впрочем, если следовать взглядам некоторых авторов (Holm, 1925; Del Tredecì, 1995; Malíková et al., 2010; Klimešová et al., 2017) и стартовать со второй половины XIX столетия, с работ Т. Ирмиша, Е. Варминга, В. Виттрока и М. Бейеринка, то и в этом случае результаты коллективного изучения корнеотпрыскости будут впечатлять. Общее число публикаций сегодня с трудом поддается даже приблизительной оценке. Составлены списки и разработана классификация корнеотпрысковых растений. Наконец самое главное – кардинально изменилась концепция корнеотпрыскости. Если вначале это явление воспринимали как чудачество природы или морфологическое уродство, а затем как регенерацию, то теперь его рассматривают как адаптацию к нарушаемым местообитаниям, как компенсаторную реакцию на повреждение особи или эффективную репродуктивную стратегию растений (Malíková et al., 2010; Martínková et al., 2015; Нотов, 2015; Klimešová et al., 2017, и др.). И все же вопросов пока гораздо больше, чем ответов. А вот что касается интереса к явлению «корнеотпрыскости», то он постепенно меркнет за блеском новомодных в ботанике направлений.

Все это и послужило причиной появления данного обзора, в котором мы выделили темы («повестка»), требующие широкого обсуждения. При этом для сокращения объема некоторые вопросы

пришлось только обозначить, а список литературы сократить до возможного минимума.

1. Основные понятия

Термин «корнеотпрысковые растения» кажется столь однозначным, что если и приводят его определение, то ограничиваются короткой фразой: «это растения, образующие корневые отпрыски». Между тем анализ многочисленных публикаций свидетельствует о том, что за этим скрываются разные представления относительно этой группы растений. Чтобы подчеркнуть это, мы выделили следующие варианты, условно называя их подходами.

Узкий подход. Корневые отпрыски (побеги) развиваются из придаточных почек на главном, боковых и/или придаточных корнях вторичного анатомического строения (Михайловская, 1981; Жмылев, и др., 2005; Тимонин, 2007). Такие почки у разных видов (или в разных случаях у одного того же вида) могут закладываться в перикле, феллогене, межпучковом камбии, паренхиме луба, наружных слоях коры или в каллусе пораженных корней (Peterson, 1975; Барыкина, 2000).

Широкий подход. К корнеотпрысковым растениям относят также и те, у которых придаточные почки закладываются только на гипокотиле (Rauh, 1937; Серебряков, 1952; Klimešová, Martínková, 2004, и др.). Очевидно, что развивающиеся из таких почек побеги в точном смысле

¹ Жмылев Павел Юрьевич – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, докт. биол. наук (zhmylev@gmail.com); ² Лазарева Галина Александровна – доцент кафедры экологии и наук о Земле государственного университета «Дубна», канд. биол. наук (lazarevg@mail.ru); ³ Морозова Ольга Васильевна – вед. науч. сотр. лаборатории биогеографии Института географии РАН, канд. геогр. наук (olvasmor@mail.ru); ⁴ Татаренко Ирина Васильевна – ст. науч. сотр. УНБЦ Московского государственного Педагогического университета, докт. биол. наук (tulotis@yandex.ru).

не являются корневыми отпрысками (Барыкина, 1956). Однако граница между растениями только с гипокотиллярными побегами и растениями только с корневыми отпрысками нерезкая (рис. 1). В связи с этим иногда предполагают, что способность развивать побеги на боковых и придаточных корнях (корнеотпрыскость s. str.) формировалась постепенно через промежуточные формы от растений, у которых придаточные почки закладываются только на гипокотиле (Серебряков, 1952; Борисова, 1961)⁵.

Традиционный подход. С самого начала изучения корнеотпрыскости многие авторы рассматривают это явление очень широко, включая в него также образование побегов на корнях и корнеподобных структурах орхидных, подостемоновых (см. пункт 2) и растений-паразитов (Wittrock, 1884; Holm, 1925; Rauh, 1937; Серебряков, 1952; Groff, Kaplan, 1988; Нотов, 2015; Bartušková et al., 2017; Жмылев и др., 2017; и др.). В рамках такого подхода к корнеотпрысковым растениям иногда относят даже такие виды, как, например *Orthilia secunda* (L.) House и *Pyrola chlorantha* Sw. (Klimešová, 2007). В этих случаях за корневые отпрыски принимают первые побеги, поскольку их инициальные почки эндогенно закладываются на протосоме (проростке), сформировавшейся из корневого полюса зародыша. Между тем корнеотпрыскость s.str. у *O. secunda* и *P. chlorantha* отсутствует (Бобров, 2009)⁶.

В целом способность к образованию побегов на корнях у разных растений проявляется неодинаково. В связи с этим V.B. Wittrock (1884) и W. Rauh (1937) предложили выделить три формы корнеотпрыскости: облигатную, факультативную и регенерационную. Однако последняя форма может сочетаться с облигатной или факультативной корнеотпрыскостью. Поэтому в настоящее время обычно выделяют только две группы растений: облигатно-корнеотпрысковые и факультативно-корнеотпрысковые.

Облигатно-корнеотпрысковые растения. Развитие корневых отпрысков — неотъемлемое событие онтоморфогенеза особи или формирования клона.

Факультативно-корнеотпрысковые растения. Корневые отпрыски развиваются у растения после механического повреждения его

корней, надземных побегов (регенерационная корнеотпрыскость) или только в определенных экологических условиях. В действительности граница между этими двумя группами не такая уж и резкая (см. п. 6), как это следует из определений. Если не обращать внимание на это, а также на различия в подходах (см. выше), то необходимо признать, что факультативная корнеотпрыскость встречается в природе гораздо чаще облигатной формы. Например, почти у всех корнеотпрысковых деревьев умеренного климата корневые отпрыски образуются только после нарушения ствола (Del Tredici, 2001). Больше половины корнеотпрысковых растений Центральной Европы относятся к факультативно-корнеотпрысковым растениям (Klimeš et al., 1997).

2. Таксономическое разнообразие

К настоящему времени опубликованы несколько списков корнеотпрысковых растений (Wittrock, 1884; Rauh, 1937; Raju et al., 1966; Del Tredici, 1995, 2001; Klimešová, 2007; Bartušková et al., 2017; и др.). Почти все они носят региональный или более частный характер. Исключение составляет только публикация А.А. Нотова (2015), в которой осуществлена попытка предварительной оценки таксономического разнообразия корнеотпрыскости среди цветковых растений в целом. Кроме того, информацию о разнообразии корнеотпрысковых растений можно извлечь из «Флор» и специализированных баз данных (Голубев, 1996; Безделев, Безделева, 2006; Klimešová J., Klimeš, 2006; Жмылев и др., 2017; и др.). Правда, опираться на подобные источники следует осторожно по многим причинам, включая разный уровень достоверности данных и различия в подходе к обсуждаемому здесь явлению. Например, по подсчетам А.А. Нотова (2015) среди цветковых растений корнеотпрыскость известна у 273 видов из 161 рода и 61 семейства. Для Чехии это явление отмечено у 342 видов из 203 родов и 64 семейств (Bartušková et al., 2017). Оба списка основаны на традиционном подходе к корнеотпрыскости, но отличаются нюансами. При составлении первого не учтены подостеменные и растения-паразиты⁷, зато (и это важно) исключены сомнительные и неподтвержденные

⁵ Иногда к корнеотпрыскости относят и развитие побегов из спящих почек в комлевой части ствола.

⁶ Старые указания на корнеотпрыскость s.str. этих растений (Irmisch 1855a, Velenovský 1905–1907, цит. по: Bartušková et al., 2017) не подтверждены современными исследованиями.

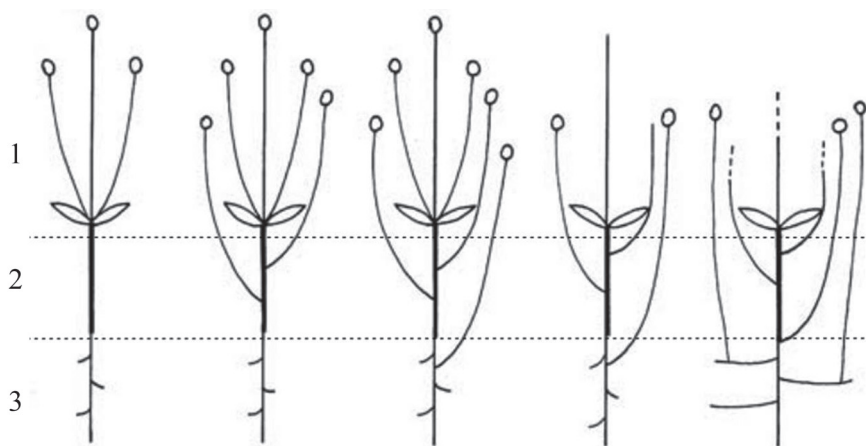


Рис. 1. Формы роста стержнекорневых и корнеотпрысковых s. l. видов р. *Euphorbia* (по: Rauh, 1937): 1 – надземные побеги, 2 – гипокотиль, 3 – корневая система

случаи факультативной корнеотпрыскости. Напротив, второй список охватывает не только растения-паразиты и растения с гипокотильными побегами, но и 156 видов, информация о корнеотпрыскости которых требует подтверждения. И все же, несмотря на подобные проблемы, следующие аспекты таксономического разнообразия корнеотпрыскости, кажется, лежат на поверхности.

Во-первых, явление корнеотпрыскости широко распространено только среди двудольных. По данным А.А. Нотова (2015), оно охватывает все подклассы Magnoliopsida системы А.Л. Тахтаджяна. К наиболее крупным по числу корнеотпрысковых видов семействам (не менее 10 видов) принадлежат Asteraceae, Rosaceae, Fabaceae, Scrophulariaceae и Euphorbiaceae. Во флоре Чехии к ним также относятся Brassicaceae, Plantaginaceae, Apiaceae и Violaceae (Bartušková et al., 2017).

Во-вторых, обычно не обсуждается вопрос, почему в одних таксонах корнеотпрыскость кажется, чуть ли не нормой (напр., *Euphorbia*, *Linaria*, *Linum*, *Populus*), а в других – редка или вообще отсутствует. Исключений мало. Например, почти полное отсутствие корнеотпрысковых растений среди однодольных иногда связывают (Bartušková et al., 2017) с анатомическими особенностями их корней (см. Тимонин, 1995).

В третьих. По всей видимости, число корнеотпрысковых растений в региональных флорах обычно небольшое⁸. Так, при традиционном подходе к корнеотпрыскости доля таких видов во флоре Центральной Европы составляет

около 10% (Klimešová et al., 2017). Примерно такого же значения она достигает и для флоры Чехии (Bartušková et al., 2017). При узком подходе величина этого показателя еще меньше: 2,1% для флоры Крыма (Голубев, 1996), 1,7% для флоры северной лесостепи Средней Сибири (Антипова, 2008). Естественно предположить, что видовое богатство корнеотпрысковых растений в значительной степени зависит от степени антропогенной нарушенности региона (см. п. 6).

Например, в Московской обл. произрастают 119 видов корнеотпрысковых растений (без учета видов с гипокотильными побегами), что составляет 5,5% всей ее флоры (Жмылев и др., 2017). При этом большая часть из них принадлежит к адвентивным растениям (73 вида). Доля аборигенных видов едва превышает одну треть (38,7%). Напротив, в Чехии большая часть корнеотпрысковых растений (69,5%) принадлежит к видам местной флоры (Bartušková et al., 2017).

И последнее. Познание таксономического разнообразия корнеотпрыскости в целом неразрывно связано с решением вопроса о распространении этого явления среди однодольных и растений с корнеподобными структурами. Поскольку подробное обсуждение этого выходит за рамки данной статьи, то мы ограничимся только краткими замечаниями относительно подостемоновых и орхидных.

Podostemaceae. Это семейство относят к таксонам, для которых корнеотпрыскость считают типичным признаком (Klimešová, Martínková,

⁷ По устному замечанию А.А. Нотова эти растения следует рассматривать среди корнеотпрысковых.

⁸ Для большинства районов мира данные отсутствуют.

2004). На самом деле корнеподобное тело подостемоновых, на котором эндогенно закладываются почки, отличается от типичного корня цветковых растений. Именно поэтому было предложено именовать его «талломом», «таллоидом» или «таллом-корнем». Однако многие авторы считают, что название «корень» в данном случае более удобно или даже более адекватно (Cook et al., 2007). Последнее согласуется с результатами молекулярно-генетических исследований, которые позволяют предположить, что корнеподобное тело подостемоновых представляет собой сильно видоизмененные в результате адаптации к специфическим водным условиям гипокотиларные корни, возникшие от типичных подземных корней их предков (Koi et al., 2006). Если это так, то необходимо учесть, что большинство подостемоновых представляют собой однолетники. Так что включение их в группу корнеотпрысковых растений влечет за собою признание того, что корнеотпрысковость встречается также среди водных растений (см. п. 7) и не всегда проявляет себя как способ вегетативного размножения (см. п. 5).

Orchidaceae. Среди однодольных корнеотпрысковость известна только в сем. Orchidaceae. В России встречаются 14 видов орхидных, у которых образуются или могут образовываться побеги на корнях (Вахрамеева и др., 2014). Немного меньше их во флоре Чехии (Bartušková et al., 2017) и Центральной Европы (Klimešová et al., 2017). Возможно, корнеотпрысковость в этом семействе – явление сравнительно редкое.⁹ Однако подтвердить это пока трудно. Кроме того, необходимо отметить еще два момента.

Во-первых, развитие придаточной почки у корнеотпрысковых орхидных может происходить, вероятно, разными способами: 1) из апикальной меристемы корня сразу или после формирования каллусообразного тела; 2) благодаря разделению верхушки корня на стеблевой и корневой апексы; 3) в «пазухе» бокового корня (Виноградова, 1996; Татаренко, 1996; Коломейцева, 2011; Вахрамеева и др., 2014).

Следует отметить, что только последний из этих вариантов напоминает корнеотпрысковость двудольных (см. п. 6).

Во-вторых, для некоторых групп орхидных интерпретация морфологической природы структуры, которая отодвигает почку возобновления от

материнской особи, затруднена. Это послужило причиной для введения специальных названий, таких как «дроппер», «синкер» или «столоновидный корень» (Pridgeon, Chase, 1995; Stern, 2014). По мнению И.В. Татаренко, столоновидная часть такой структуры объединяет в себе удлиненные гипоподий и первое междоузлие бокового побега, на котором образуется корневой клубень, имеющий разную форму у разных триб подсемейства Orchidoideae (Вахрамеева и др., 2014). Другие считают, что она может носить смешанный корне-стеблевой характер или вообще иметь корневую природу, как в случае представителей трибы Diurideae (Pridgeon, Chase, 1995; Stern, 2014).

3. Происхождение

По сравнению с цветковыми растениями в других группах ризофитов корнеотпрысковость вообще отсутствует (например, *Lycopodium* и *Equisetum*) или крайне редка. В частности, признается, что среди голосеменных образование корневых отпрысков встречается только у единичных видов из семейств Araucariaceae, Podocarpaceae и Taxodiaceae (Del Tredec, 1995, 2001 Bond, Midgley, 2003). Заметим, что детальные анатомические исследования проведены только в случае регенерационной корнеотпрысковости *Araucaria cunninghamii* (Burgows, 1990). Среди папоротников образование почек на корнях приводится для 34 видов из 12 родов. Причем половина из них – уховники (McVeigh, 1937). В силу такого характера таксономического распределения корнеотпрысковости и численного преобладания ее факультативной формы некоторые авторы полагают, что это свойство 1) относительно недавнее приобретение двудольных; 2) оно независимо и неоднократно возникало/исчезало в разных таксонах (Rauh 1937; Bond, Midgley, 2003; Klimešová, Martínková, 2004; Нотов, 2015; Klimešová et al., 2017). К сожалению, филогенетические данные пока мало помогают прояснить этот вопрос (Pausas et al., 2018). Что касается палеонтологических данных, то в настоящее время известна единственная находка корневых отпрысков *Notophytum kraussellii* из среднего триаса (245–230 млн л.н.), которая свидетельствует об очень раннем происхождении корнеотпрысковости у голосеменных

⁹ Ткани корней, особенно апексы, широко используют для искусственного клонирования орхидных даже тех видов, у которых образование корневых отпрысков в природе не известно.

(Decombeix et al., 2011). В этой связи необходимо отметить следующее.

1. Гетеротопии, подобные развитию побегов на корнях, встречаются у представителей и более древних групп. В частности, на ризоидах многих мохообразных развиваются «почки» или «клубни», которые выполняют функцию расселения или переживания неблагоприятных условий (Glime, 2017). Среди водорослей образование «бульбочек» (bulbils) на ризоидах или развитие из ризоидов таллома известно соответственно у видов *Chara* (The algae world, 2015) и *Bangia* (Boedeker et al., 2007) соответственно.

2. Механизм возникновения облигатной корнеотпрыскости неизвестен. Обычно прямо или косвенно указывают на мутации (Нотов, 2015). Однако преобладание по числу видов факультативно-корнеотпрысковых растений позволяет предполагать, что здесь может быть замешана так называемая «генетическая ассимиляция».¹⁰

4. Биоморфологическое разнообразие

Корневые отпрыски образуются у растений всех основных жизненных форм (деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники, полукустарнички и травянистые многолетники). Корнеотпрыскость отмечена также среди двулетников и однолетников. Правда, по-видимому, у этих малолетних монокарпиков в большинстве случаев развиваются гипокотиллярные побеги (Latzel et al., 2009; Malíková et al., 2010; Bartušková et al., 2017; и др.). Примеров образования у них побегов на боковых корнях известно, кажется, очень мало (например, Серебряков, 1962). Более того, такие растения уже попадают в разряд вегетативных однолетников, как например, корнеотпрысковая форма *Rorippa palustris*¹¹ (Klimešová et al., 2007).

Видовое разнообразие корнеотпрыскости среди деревьев, кустарников, травянистых многолетников и других типов жизненных форм пока до конца не ясно¹². По мнению некоторых авторов, наиболее обычна корнеотпрыскость среди деревьев и кустарников (Holm, 1925; Klimešová J,

Klimeš, 2003). Например, в Центральной Европе больше половины (55%) корнеотпрысковых растений – это деревья, а доля травянистых многолетников составляет всего 39% (Klimešová et al., 2017). Однако в Московской обл. (Жмылев и др., 2017), напротив, среди корнеотпрысковых растений преобладают травянистые многолетники (63,9%), как в целом, так и в их аборигенной (64%) и адвентивной (63%) фракциях. Аналогичная ситуация и во флоре Чехии (Bartušková et al., 2017). Конечно, это сравнительно небольшие территории, а степень изученности этого явления везде разная. Наконец, кажется вполне очевидным, что биоморфологический спектр корнеотпрысковых растений в разных климатических зонах должен быть разным. Так, почти все корнеотпрысковые растения песчаных пустынь Средней Азии (Акыева, 1993) относятся к травянистым многолетникам (50%) и полудревесным биоморфам (40%). Предполагают, что корнеотпрыскость может быть широко распространенным явлением среди тропических деревьев (Hallé et al., 1978). Однако подтверждений этому пока очень мало (Vieira et al., 2006; Hayashi, Appezzato-da-Glória, 2009).

5. Основные черты

Очевидно, что в рамках традиционного подхода (см. п. 1) специфицировать корнеотпрысковые растения довольно сложно. Правда, если провести своеобразное голосование между публикациями в попытке выявить основные черты этой группы, то его результаты будут сводиться к следующему: это стержнекорневые клональные многолетники с горизонтальными корнями размножения.

Корневая система. Даже при узком подходе явление корнеотпрыскости охватывает как стержнекорневые¹³, так и придаточнокорневые растения (Барыкина, 1995, 1999). Впрочем, последних, скорее всего, немного. Например, по предварительной оценке, не более 10% облигатно-корнеотпрысковых травянистых многолетников аборигенной флоры Средней России относятся к группе придаточнокорневых растений. Это согласуется с результатами анали-

¹⁰ Иногда предполагают, что корнеотпрыскость микогетерофных растений может быть обусловлена грибами (Klimešová, 2007).

¹¹ Обычно растет как однолетник или двулетник.

¹² Исключение представляют однолетники, корнеотпрыскость у которых очень редка (Klimešová, Klimeš, 2006; Guerrero-Campo et al., 2006).

¹³ Имеется ввиду корневая система взрослых особей семенного происхождения.

за корневых систем 123 видов эродированных участков северо-востока Испании, которые свидетельствует о том, что способность к корнеотпрысковости сопряжена с наличием у растений крупного и долго сохраняющегося главного корня (Guerrego-Campo et al., 2006). Вероятно, поэтому некоторые отечественные ботаники относят корнеотпрысковые растения к группе стержнекорневых растений или считают, что они произошли от них.

Корни размножения. Название «корни размножения» вслед за его автором (Казакевич, 1922) обычно используют для обозначения горизонтальных корней с корневыми отпрысками (Василевская, 1957; Барыкина, 1958; Peterson, 1975; Жмылев и др., 2005). На самом деле придаточные почки могут закладываться не только на горизонтальных, но и на вертикальных корнях. При этом у многих, по крайней мере, облигатно-корнеотпрысковых растений, корни размножения в процессе своего развития изменяют направление роста с диагеотропного на геотропный, формируя так называемый «вторично стержневой корень» будущего корневого отпрыска. Кроме того, необходимо отметить следующие аспекты «корней размножения»:

1. Хорошо известно, что в типе корень проявляет положительный геотропизм и отрицательный фототропизм. Однако у многих растений (и не только корнеотпрысковых) развиваются горизонтальные корни (Hallé et al., 1978; Михайловская, 1981; Coutts, 1989, и др.). Согласно современным представлениям, угол их отклонения от вертикали контролируется молекулярно-генетическими механизмами и изменяется в зависимости от освещенности, количества влаги и элементов минерального питания (Roychoudhry, 2017). Правда, у облигатно-корнеотпрысковых растений диагеотропный рост корней столь обычен, что эту черту иногда (Klimešová, Martínková, 2004) считают главной для всей группы.

2. Функционально корни размножения рассматривают как структуру, которая обеспечивает:

1) отодвигание корневого отпрыска от материнской особи при вегетативном размножении

(Барыкина, 2000) или вообще вегетативное размножение (Жмылев, Шипунова, 2009)¹⁴;

2) восстановление надземной биомассы¹⁵ или увеличение длительности жизни особи (Klimešová, Martínková, 2004);

3) запасание веществ;

4) корневое фуражирование (Roychoudhry, 2017; Klimešová et al., 2018).

Из этих функций только последняя вызывает вопросы. И не только в силу проблем интерпретации результатов в рамках концепции «фуражного поведения клональных растений» (McNickle et al., 2009), но и в силу почти полного отсутствия исследований корнеотпрысковых растений в этом аспекте (Martínková et al., 2018).

Клоны и многолетники. В многочисленных работах, посвященных клональным растениям, обычно не учитывают разнообразие корнеотпрысковости. Между тем при традиционном подходе эта группа включает растения, у которых если и могут образоваться клоны, то только в результате воздействия внешних факторов. Это в частности однолетние подостемоновые, многие растения паразиты¹⁶ и если не все, то большинство видов с гипокотиллярными побегами. Если ограничиться только облигатно-корнеотпрысковыми растениями s. str., то и они проявляют разнообразие не только по интенсивности вегетативного размножения, но и по продолжительности жизни особи. К сожалению, данных о долголетию «корней размножения» пока очень мало. Между тем именно перегнивание таких корней и обуславливает естественный распад корнеотпрыскового сложного индивидуума. По всей видимости, у деревянистых растений «корни размножения» могут жить очень долго, сохраняя связь между условными особями (деревьями) нескольких поколений (Adonsou et al., 2016).

А вот среди травянистых многолетников есть иные примеры. В частности, корни размножения у *Cirsium arvense* в среднем живут немногим более 1 года (Tilley, 2010; Leathwick, Bourdôt, 2012), у *Ajuga genevensis* редко достигают двух- или трехлетнего возраста (Елумеева, 2019), а у *Rorippa × anceps* перегнивают через несколько месяцев или, реже, через год (Ша-

¹⁴ Обычно вегетативное размножение происходит в результате обособления корневого отпрыска, а не корня; реже, как, например, у *Arachnitis uniflora* (Domíniguez et al., 2006), обособляются клубневидные структуры корня.

¹⁵ В случае регенерационной корнеотпрысковости.

¹⁶ Например, большинство Balanophoraceae не образуют клонов (Hansen, Kubitzki, 2015), а паразитирующие на однолетниках Orobanche размножаются только семенами (Advances ..., 1996).

балкина, Савиных, 2012). Эти примеры свидетельствуют о том, что среди корнеотпрысковых растений s.str., вероятно, хотя и редко, но встречаются вегетативные однолетники.

6. Факторы

Подавляющее большинство авторов связывают корнеотпрысковость с нарушениями целостности особи в результате воздействия экзогенных факторов (рис. 2). Прежде всего, это пожары, вырубка, пахота, эрозия почвы и т.п. (Rauh, 1937; Peterson, 1975; Del Tredici, 2001; Klimešová, Martínková, 2004; Guerrero-Campo et al., 2008; Hayashi et al., 2009; Malíková et al., 2010; Klimešová et al., 2017, и др.). Поскольку такие нарушения распространены широко, то возникает интригующий вопрос: «Почему так мало корнеотпрысковых растений?» (см. п. 2). Тем более, что число факторов корнеотпрысковости гораздо больше. Например, по данным B.R. Frey с соавторами (Frey et al., 2003) на за-

ложение корневых почек у облигатно-корнеотпрыскового *Populus tremuloides* влияют 10 факторов. Среди них наиболее важные – это соотношение гормонов (прежде всего ауксина и цитокинина), которое связано в частности с «апикальным доминированием» (напр., Wan et al., 2006), генотип и сезон вырубki¹⁷. На развитие же корневых отпрысков у этого растения влияют 14 факторов. Среди них наиболее важные – температура почвы, богатство почвы, освещенность, уровень запасных веществ в корне и генотип (Frey et al., 2003). К сожалению, природа корнеотпрысковости остается пока не до конца понятной. Если попытаться суммировать известные нам факты, то в самом общем виде можно утверждать, что образование корневых отпрысков контролируется комплексом взаимодействующих экзогенных и эндогенных факторов. При этом детали этого «комплекса», прежде всего экзогенных факторов¹⁸, в разных слу-

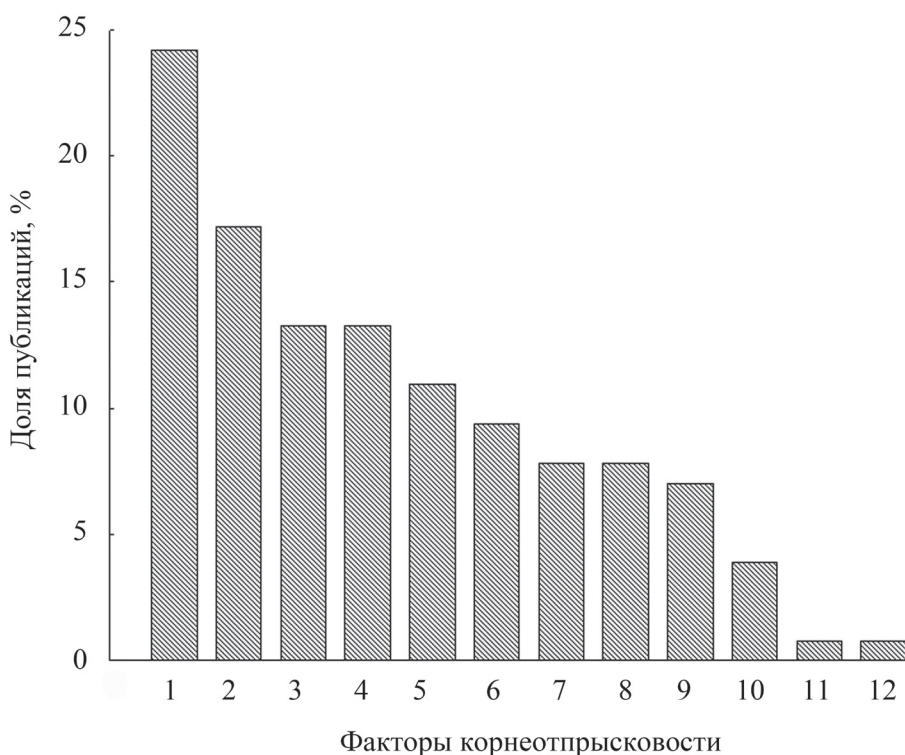


Рис. 2. Доля публикаций, в которых упоминаются факторы корнеотпрысковости: 1 – нарушения растения, 2 – гормональный контроль, 3 – нарушения местообитания, 4 – богатство почвы, 5 – температура почвы, 6 – генотип, 7 – влажность почвы, 8 – апикальное доминирование, 9 – запасные вещества в корне, 10 – обнажение корня, 11 – освещенность, 12 – конкуренция (проанализировано 128 публикаций)

¹⁷ Здесь и далее факторы перечислены в порядке уменьшения силы влияния согласно авторам.

¹⁸ К сожалению, при изучении влияния экзогенных факторов на корнеотпрысковость зачастую не разделяют заложение придаточной почки и развитие из нее корневого отпрыска.

чаях могут быть разными. В такой ситуации мы ограничимся только теми замечаниями, которые с нашей точки зрения кажутся сейчас важными.

1) Способность к корнеотпрыскости зависит от генотипа, а степень ее проявления – от условий среды, жизненного состояния, возраста корней и растения в целом (Bates et al., 1988; Del Tredici, 1995; Klimešová, Martínková, 2004; Bond, Midgley, 2003; Martínková et al., 2015; Ikeuchi et al., 2016; Kareem et al., 2016). В результате даже у облигатно-корнеотпрысковых растений не всегда могут развиваться корневые отпрыски (Del Tredici, 1995; Kitamura et al., 2000; Eusemann et al., 2013). Это очевидно вносит дополнительные трудности в разграничении облигатной и факультативной форм корнеотпрыскости (см. п. 1).

2) Заложение почки в тканях или раневом каллусе корня невозможно без включения на первом этапе программы инициации бокового корня, которая впоследствии блокируется высоким уровнем цитокинина (Ikeuchi et al., 2016; Rossopoff et al., 2017)¹⁹. За этим, по-видимому, и скрывается ответ на вопрос «почему так мало корнеотпрысковых растений?». Скорей всего в случае нарушения целостности особи у большинства растений включается механизм, который исключает возможность перепрограммирования развития бокового корня на формирование почки. Это подтверждается данными о наличии эпигенетических механизмов, подавляющих регенерационный потенциал растения при его нормальном развитии (Ikeuchi et al., 2016).

3) У многих облигатно-корнеотпрысковых видов придаточные почки расположены как бы в «пазухе» бокового корня или около него (Серебряков, 1952; Лярская, 1957; Bakshi, Coupland, 1960; Bosela, Ewers, 1997; Tilley, 2010; Silva, 2017, и др.). Поскольку развитие бокового корня сопровождается разрывом тканей материнского корня («корня размножения»), то возможно, что корнеотпрыскость в этих случаях – это тоже результат повреждения.

4) Свет проникает в почву на глубину 1–5 см в зависимости от ее структуры (Tester, Morris, 1987; Mo et al., 2015, цит. по: Маслова, Головкин, 2017). Однако этот параметр обычно не учитывают при рассмотрении факторов корнеотпрыскости. Ис-

ключение составляет только «оголение» корня в результате эрозии почвы (Барыкина, 1958; Акыева, 1993, и др.). Между тем корни-размножения обычно растут горизонтально неглубоко от поверхности почвы. При этом, обладая рецепторами света, проявляют отрицательный фототропизм в ответ на синий свет и положительный – на красный свет (Маслова, Головкин, 2017). Это позволяет предполагать, что проникновение света в почву может быть одним из основных экзогенных факторов корнеотпрыскости.

7. Экологическое разнообразие

К сожалению, эколого-ценотический облик группы «корнеотпрысковые растения» остается пока не вполне ясным (Серебряков, 1962; Klimešová et al., 2017, и др.). Кажется, что данных на сей счет накоплено уже много. Однако их совокупность проявляет черты односторонности (основной фактор – нарушения), разношерстности (например, разный подход к явлению) и противоречивости (экология корнеотпрыскости у разных видов). Это создает непреодолимые преграды для обобщений, и вынуждает нас ориентироваться на утверждения, концепции и результаты использования ценотических групп и экологических шкал.

Утверждения

Все высказывания относительно распространения корнеотпрысковых растений можно объединить в следующие две группы:

1. Корнеотпрысковые растения: а) широко распространены в природе или в большинстве экосистем мира; б) встречаются почти везде или спектр их местообитаний шире, чем у длиннокорневищных и столонообразующих растений (Михайловская, 1981; Klimeš, Klimešová, 1999; Pausas et al., 2018, и др.).

2. Явление корнеотпрыскости особенно широко распространено или корнеотпрысковые растения наиболее часто встречаются в степях, полупустынях, тундре и лесотундре (Серебряков, 1952; Барыкина, 2000; Батыгина, Васильева, 2002; Антипова, 2008).

К сожалению, все эти утверждения пока слабо обоснованы, а в случае тундровой зоны вообще не подтверждаются специальными исследованиями (Klimešová, Doležal, 2011; Klimešová et al., 2012). Так что в настоящее время однозначно можно утверждать только то, что кор-

¹⁹ Обычно предполагают, что одновременная экспрессия генов корня и побега на первых этапах развития корневой почки обусловлена происхождением корней от побегов или их общим происхождением в эволюции растений.

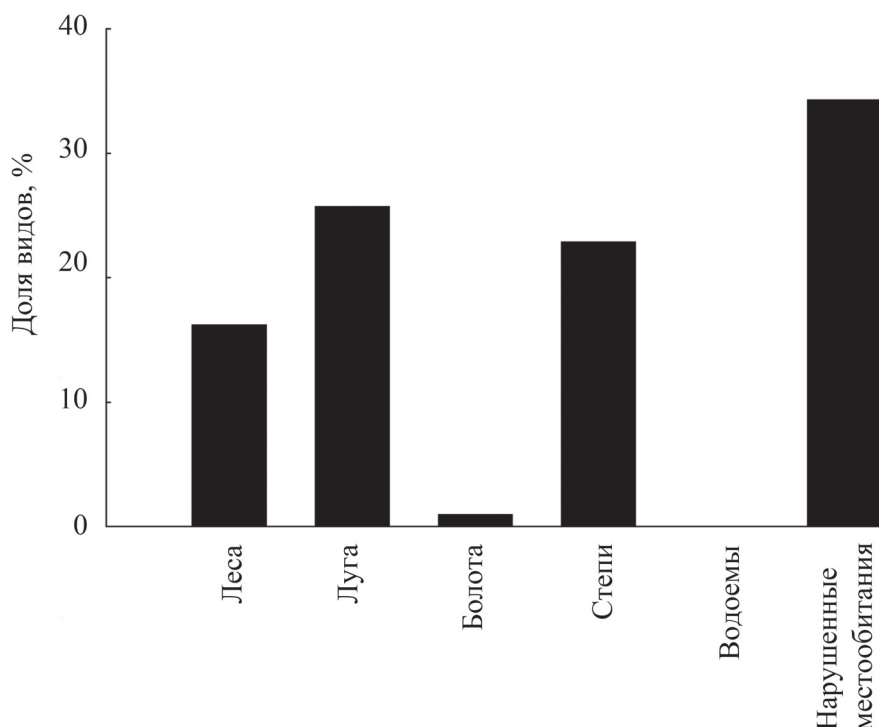


Рис. 3. Распределение облигатно-корнеотпрысковых аборигенных растений Средней России по местообитаниям (пояснения в тексте)

неотпрысковость не встречается среди гидрофитов и очень редка среди болотных растений (Klimešová, de Bello, 2009; Sosnová et al., 2010; Жмылев и др., 2012).

Концепции

Корнеотпрысковость обычно рассматривают как адаптацию к нарушениям (см. п. 6) или, реже, как один из способов фуражного поведения растений или конкуренции в условиях бедных экотопов (напр., Rasmussen, Kollmann, 2007; Roychoudhry, 2017; Klimešová et al., 2018). Следуя этим воззрениям, естественно предположить, что корнеотпрысковые растения должны часто встречаться: 1) в местах, подвергающихся нарушениям (например, поля, вырубки, эродированные склоны, пойменные леса), 2) в местообитаниях с гетерогенными (например, экотопы) или бедными почвами. Из этих вариантов только первый кажется реалистичным, поскольку подтверждается многочисленными исследованиями (см. п. 6). Причем речь идет не о любых нарушениях. Большинство авторов подчеркивают, что корнеотпрысковые растения тяготеют к тем местообитаниям, которые подвержены сильным воздействиям, таким как по-

жар, вырубка, пахота, затопление или эрозия почвы (Klimešová, Klimeš, 2003; Malíková et al., 2010; Klimešová et al., 2017, и др.). Скорей всего, это действительно так. Однако надо иметь в виду, что факультативная корнеотпрысковость может быть индуцирована и сравнительно слабыми нарушениями (например, в результате повреждения корней почвенными организмами), а сильные нарушения могут напротив подавлять развитие корневых почек у облигатно-корнеотпрысковых растений (Bakshi, Coupland, 1960; Bosela, Ewers, 1997).

Ценоотические группы

По предварительным подсчетам на территории Средней России²⁰ произрастает 75 аборигенных видов с облигатной корнеотпрысковостью s.str. Поскольку многие из них встречаются в нескольких типах фитоценозов, то для выявления общей закономерности мы выделили 6 вариантов местообитаний (рис. 3), для каждого из которых подсчитали число встречающихся корнеотпрысковых видов исходя из их принадлежности к ценоотическим группам. При этом сорно-рудеральные сообщества, щебнистые склоны, песчаные наносы и аналогичные

²⁰Проанализирован видовой состав Тверской, Ивановской, Владимирской, Московской, Калужской, Рязанской, Тульской, Орловской, Курской, Липецкой, Воронежской областей и Республики Мордовия (Маевский, 2014).

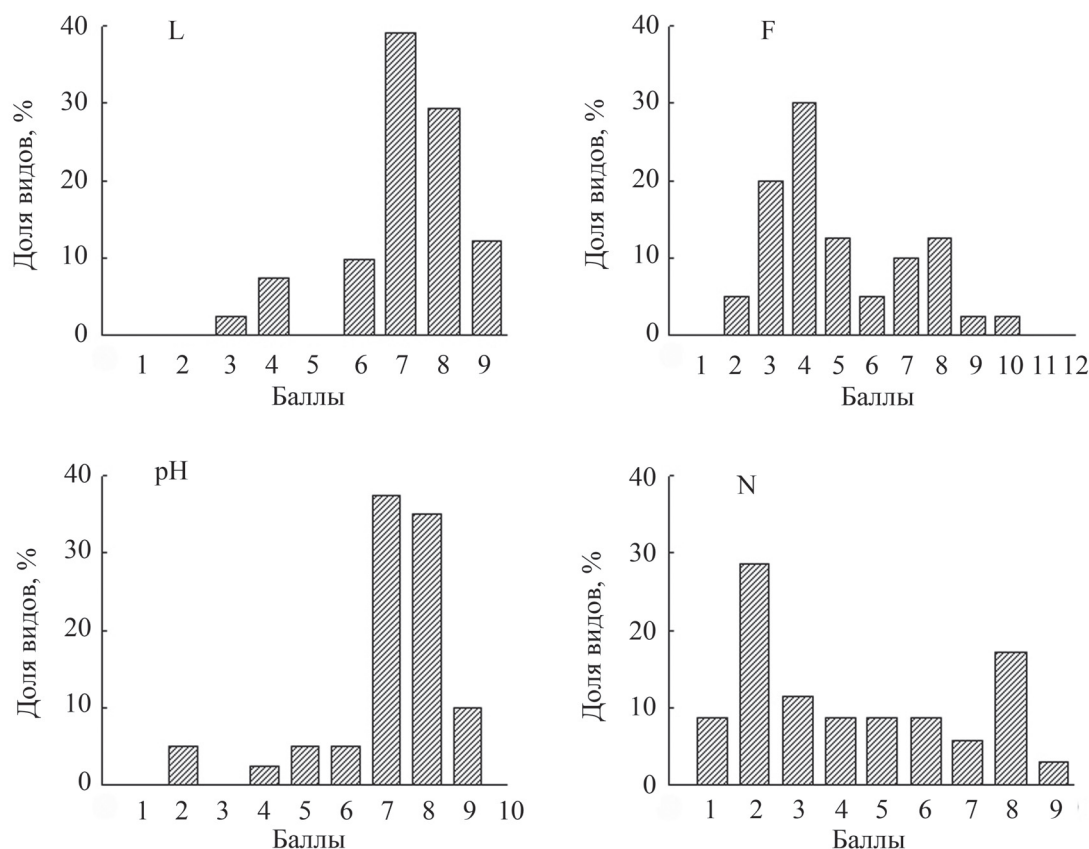


Рис. 4. Распределение облигатно-корнеотпрысковых аборигенных растений Средней России по экологическим шкалам Элленберга: L – освещенность, F – влажность почвы, pH – кислотность почвы, N – обеспечение минеральным азотом почвы. По горизонтальной оси указаны баллы соответствующей шкалы (1–12)

случаи мы объединили вместе как нарушаемые места («нарушенные м/о»), а все остальные варианты условно рассматривали как не нарушаемые местообитания. В результате оказалось, что на территории Средней России облигатно-корнеотпрысковые растения отсутствуют в водных объектах и очень редки на болотах. Подавляющее их большинство (>80%) сосредоточено на открытых местах. Прежде всего, это нарушаемые местообитания, далее следуют луга и степи (рис. 3). В целом это соответствует как представлениям о факторах корнеотпрысковости (см. выше), так и данным по другим регионам с аналогичным климатом (Klimešová, Herben, 2015).

Экологические шкалы

Результаты использования экологических шкал (Ellenberg et al., 1991) для выяснения условий произрастания облигатно-корнеотпрысковых аборигенных видов Средней России, вероятно, по-

зволяют считать, что синэкологический оптимум этой группы широкий (рис. 4). При этом в случае освещенности и кислотности почвы подавляющее большинство ее представителей тяготеет к условиям полного или почти полного освещения и к местообитаниям с некислыми почвами (суммарная доля видов с баллами 7–9 по этим шкалам составляет соответственно 80,5 и 82,5%).

Напротив, по отношению к влажности почвы и богатству минеральным азотом картина получилась размытой. Доля видов сухих мест (баллы 1–3) не превышает 25%. Остальные облигатно-корнеотпрысковые растения тяготеют к местообитаниям с более или менее увлажненной почвой вплоть до временно затопляемых мест (рис. 4). Это контрастирует не только с суждениями ряда авторов (см. выше), но и с данными для Центральной Европы (см. Klimešová, Herben, 2015) и лесостепей Средней Сибири (см. Антипова, 2008), согласно которым корнеотпрысковость наиболее обычна среди растений относительно сухих местообитаний²¹.

²¹ Очевидно, что спектр балльных оценок не только по увлажнению, но и по другим экологическим факторам будет изменяться в зависимости от площади и зональной гетерогенности анализируемой территории.

Что касается богатства почвы минеральным азотом, то облигатно-корнеотпрысковые аборигенные виды Средней России охватывают весь диапазон балльной шкалы (рис. 4). При этом можно выделить две группы:

1) растения бедных почв (баллы 1–2), суммарная доля видов 37,1%;

2) растения богатых почв (баллы 7–9), суммарная доля видов 25,7%.

Возможно, что с таким «бимодальным» распределением и связана противоречивость результатов изучения влияния уровня богатства почвы на корнеотпрысковость (Bates et al., 1988; Martínková et al., 2004; Klimešová, Martínková, 2004; Klimešová et al., 2009; Malíková et al., 2010; Landhäusser et al., 2010; Martínková et al., 2015; и др.).

Заключение

Рассмотренные выше темы, конечно, не охватывают всех аспектов корнеотпрысковости.

Однако они ясно свидетельствуют о том, что группа «корнеотпрысковые растения» содержит больше загадок, чем достоверно установленных закономерностей. По-видимому, пока можно утверждать следующее. Во-первых, корнеотпрысковость – редкое с флористической точки зрения явление, в таксономическом смысле широко распространенное среди двудольных растений. Во-вторых, основным фактором инициации корневых отпрысков являются нарушения s.l. (прежде всего это касается факультативной формы). В-третьих, придаточные почки на корнях могут закладываться по-разному и с участием разных тканей. Все остальное по большей части – это вопросы, ответы на которые затрагивают интересы специалистов разных направлений ботаники, включая, например, экологию и популяционную биологию. В этой связи мы смеем надеяться, что данный обзор послужит дополнительным стимулом к расширению исследований корнеотпрысковых растений.

Статья подготовлена по темам:

- 1) АААА-А16-116021660037-7 «Механизмы структурно-функциональной организации растительного покрова и рациональное природопользование» (П.Ю. Жмылев);
- 2) № 0148-2019-0007 «Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования» (О.В. Морозова).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Акыева М. Корнеотпрысковые растения песчаных пустынь Средней Азии и их роль в борьбе с опустыниванием: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ашгабат, 1993. 51 с. [Akýeva M. Korneotpryskovye rasteniya peschanykh pustyn' Srednei Azii i ikh rol' v borbe s opustynivaniem: Avtoref. dis. dokt. biol. nauk. Ashgabat, 1993. 51 s.].
- Антипова Е.М. Анализ жизненных форм северных лесостепей Средней Сибири // Вестн. КрасГАУ. 2008. № 2. С. 112–119 [Antipova E.M. Analiz zhiznennykh form severnykh lesostepei Srednei Sibiri // Vestn. KrasGAU. 2008. № 2. S. 112–119].
- Барыкина Р.П. Мнимо-корневые отпрыски ирги // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв. 1956. № 6. С. 87–91 [Barykina R.P. Mnimo-kornevye otrpyski irgi // Vestn. Mosk. un-ta. Ser. biol., pochv. 1956. № 6. S. 87–91].
- Барыкина Р.П. Особенности образования корневых отпрысков у белой акации (*Robinia pseudoacacia* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63. Вып. 4. С. 57–71 [Barykina R.P. Osobennosti obrazovaniya kornevykh otrpyskov u beloi akatsii (*Robinia pseudoacacia* L.) // Byul. MOIP. Otd. biol. 1958. T. 63. Vyp. 4. S. 57–71].
- Барыкина Р.П. Поливариантность способов естественного вегетативного размножения и расселения в семействе Ranunculaceae // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 1. С. 53–64 [Barykina R.P. Polivariantnost' sposobov estestvennogo vegetativnogo razmnzheniya i rasseleniya v semeistve Ranunculaceae // Byul. MOIP. Otd. biol. 1995. T. 100. Vyp. 1. S. 53–64].
- Барыкина Р.П. Полиморфизм корней и корневых систем в семействе Ranunculaceae // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 3. С. 26–31 [Barykina R.P. Polimorfizm kornei i kornevykh sistem v semeistve Ranunculaceae // Byul. MOIP. Otd. biol. 1999. T. 104. Vyp. 3. S. 26–31].
- Барыкина Р.П. Сарментация / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб., 2000. С. 302–305 [Barykina R.P. Sarmentatsiya / Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i kontseptsii. T. 3. Sistemy reproduksii. SPb., 2000. S. 302–305].
- Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений. СПб., 2002. 232 с. [Batygina T.B., Vasil'eva V.E. Razmnzhenie rastenii. SPb., 2002. 232 s.].
- Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы

- семенных растений Российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006. 296 с. [Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A. Zhiznennye formy semennykh rastenii Rossiiskogo Dal'nego Vostoka. Vladivostok, 2006. 296 s.].
- Бобров Ю.А. Грушанковые России. Киров, 2009. 137 с. [Bobrov Yu.A. Grushankovye Rossii. Kirov, 2009. 137 s.].
- Борисова И.В. Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана / Растительность степей Северного Казахстана. М.; Л., 1961. С. 54–132 [Borisova I.V. Biologiya i osnovnye zhiznennye formy dvudol'nykh mnogoletnikh travyanistykh rastenii stepnykh fitotsenozov Severnogo Kazakhstana / Rastitel'nost' stepei Severnogo Kazakhstana. M.; L., 1961. S. 54–132].
- Василевская В.К. Анатомия образования почек на корнях некоторых древесных растений // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 1. 1957. № 3. С. 5–21 [Vasilevskaya V.K. Anatomiya obrazovaniya pochk na kornyakh nekotorykh drevesnykh rastenii // Vestn. LGU. Ser. biol. Vyp. 1. 1957. № 3. S. 5–21].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М., 2014. 437 с. [Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana). M., 2014. 437 s.].
- Виноградова Т.Н. Ранние стадии развития тайника сердцевидного в природных условиях // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 82–92 [Vinogradova T.N. Rannie stadii razvitiya tainika serdtsevidnogo v prirodnykh usloviyakh // Byul. Mosk. ob-va ispytat. prirody. Otd. biol. 1996. T. 101. Vyp. 4. S. 82–92].
- Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. Ялта, 1996. 126 с. [Golubev V.N. Biologicheskaya flora Kryma. Yalta, 1996. 126 s.].
- Елумеева Т.Г. Живучка женевская // Биологическая флора Московской области. Вып. 17. 2019 (в печати). [Elumeeva T.G. Zhivuchka zhenevskaya // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 17. 2019 (v pechati)].
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпукхина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2005. 256 с. [Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. Biomorfologiya rastenii: illyustrirovannyi slovar'. M., 2005. 256 s.].
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Морозова О.В. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области. Дубна, 2017. 325 с. [Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Morozova O.V. Biomorfologicheskoe raznoobrazie rastenii Moskovskoi oblasti. Dubna, 2017. 325 s.].
- Жмылев П.Ю., Леонев С.А., Щербakov А.В. Биоморфология водных растений: проблемы и подходы к классификации жизненных форм / Леонид Васильевич Кудряшов: Ad memorium: Сборник статей. М., 2012. С. 101–128 [Zhmylev P.Yu., Lednev S.A., Shcherbakov A.V. Biomorfologiya vodnykh rastenii: problemy i podkhody k klassifikatsii zhiznennykh form / Leonid Vasil'yevich Kudryashov: Ad memorium: Sbornik statei. M., 2012. S. 101–128].
- Жмылев П.Ю., Шипунова А.Г. Вегетативно-размножение: несущественные мелочи? // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114. Вып. 4. С. 3–11 [Zhmylev P.Yu., Shipunova A.G. Vegetativnoe razmnozhenie: nesushchestvennye melochi? // Byul. MOIP. Otd. biol. 2009. T. 114. Vyp. 4. S. 3–11].
- Казакевич Л.И. Материалы к биологии растений Юго-Востока России. I. Главнейшие типы вегетативного возобновления и размножения травянистых многолетников // Изв. Саратов. с.-х. опыт. станции. 1922. Т. 3. Вып. 3, 4. С. 99–117 [Kazakevich L.I. Materialy k biologii rastenii Yugo-Vostoka Rossii. I. Glavneishie tipy vegetativnogo vozobnovleniya i razmnozheniya travyanistykh mnogoletnikov // Izv. Sarat. s.-kh. opyt. stantsii. 1922. T. 3. Vyp. 3, 4. S. 99–117].
- Колемейцева Г.Л. Особенности адаптивной реитерации у орхидных в оранжерейных условиях // Науч. ведомости. Сер. Естеств. науки. 2011. № 3. С. 145–151 [Kazakevich L.I. Materialy k biologii rastenii Yugo-Vostoka Rossii. I. Glavneishie tipy vegetativnogo vozobnovleniya i razmnozheniya travyanistykh mnogoletnikov // Izv. Sarat. s.-kh. opyt. stantsii. 1922. T. 3. Vyp. 3, 4. S. 99–117].
- Лярская Р.П. Образование придаточных почек на корнях яблони // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. 1957. № 4. С. 53–62 [Lyarskaya R.P. Obrazovanie pridatochnykh pochk na kornyakh yabloni // Vestn. Mosk. un-ta. Ser. Biol. 1957. № 4. S. 53–62].
- Маслова С.П., Головкин Т.К. Тропизмы подземных побегов – столонов и корневищ // Журн. общ. биол. 2017. Т. 78. С. 47–60 [Maslova S.P., Golovko T.K. Tropizmy podzemnykh pobegov – stolonov i kornevishch // Zhurn. obshch. biol. 2017. T. 78. S. 47–60].
- Михайловская И.С. Корни и корневые системы растений. М., 1981. 136 с. [Mikhailovskaya I.S. Korni i kornevye sistemy rastenii. M., 1981. 136 s.].
- Нотов А.А. Гомеозис и надежность репродуктивных систем модульных организмов // Известия РАН. Сер. биол. 2015. № 3. С. 248–257 [Notov A.A. Gomeozis i nadezhnost' reproduktivnykh sistem modul'nykh organizmov // Izvestiya RAN. Ser. biol. 2015. № 3. S. 248–257].
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 390 с. [Serebryakov I.G. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rastenii. M., 1952. 390 s.].
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 377 с. [Serebryakov I.G. Ekologicheskaya morfologiya rastenii. Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoynykh. M., 1962. 377 s.].
- Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 206 с. [Tatarenko I.V. Orkhidnye Rossii: zhiznennye formy, biologiya, voprosy okhrany. M., 1996. 206 s.].
- Тимонин А.К. Почему до сих пор не описан процесс вторичного утолщения в корнях однодольных? К вопросу о роли структурных запретов

- в эволюции // Бот. журн. 1995. № 2. С. 12–20 [Timonin A.K. Pochemu do sikh por ne opisan protsess vtorichnogo utolshcheniya v kornyakh odnodol'nykh? K voprosu o roli strukturnykh zapretov v evolyutsii // Bot. zhurn. 1995. № 2. S. 12–20].
- Тимонин А.К. Ботаника. Т. 3. Высшие растения. М., 2007. 352 с. [Timonin A.K. Botanika. T. 3. Vysshie rasteniya. M., 2007. 352 s.].
- Шабалкина С.В., Савиных Н.П. О корнеотпрысковой жизненной форме *Rorippa × anceps* (Wahlenb.) Reichenb. (Brassicaceae) // Вестн. ТГУ. Мед.-биол. науки. 2012. № 6. С. 118–122 [Shabalkina S.V., Savinykh N.P. O korneotpryskovoi zhiznennoi forme *Rorippa × anceps* (Wahlenb.) Reichenb. (Brassicaceae) // Vestn. TGU. Med.-biol. nauki. 2012. № 6. S. 118–122].
- Adonsou K.E., DesRochers A., Tremblay F., Thomas B.R., Isabel N. The clonal root system of balsam poplar in upland sites of Quebec and Alberta // Ecol. Evol. 2016. Vol. 6. P. 6846–6854.
- Advances in parasitic plant research. Andalucia, Dir. Gen. Invest. Agr. Cordoba, Spain, 1996. 477 p.
- Bakshi T.S., Coupland R.T. Vegetative propagation in *Linaria vulgaris* // Can. J. Bot. 1960. Vol. 38. P. 243–249.
- Bartušková A., Malíková L., Klimešová J. Checklist of root-sprouters in the Czech flora: mapping the gaps in our knowledge // Folia Geobot. 2017. Vol. 52. P. 337–343.
- Bates P.C., Blinn C.R., Alm A.A. Factors affecting the regeneration of quaking aspen: A literature review / Minn. Agric. Exp. Stn., Univ. Minn., St. Paul, Minn. Stn. Bull. 587–1988. 1988. 13 p.
- Boedeker C., Farr T.J., Nelson W.A. Unusual rhizoidal development in *Bangia* (Bangiales, Rhodophyta) – Another form of vegetative reproduction? // Algae. 2007. Vol. 22. P. 31–36.
- Bond W., Midgley J.J. The evolutionary ecology of sprouting in woody plants // Int. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. P. 103–114.
- Bosela M.J., Ewers F.W. The mode of origin of root buds and root sprouts in the clonal tree *Sassafras albidum* (Lauraceae) // Am. J. Bot. 1997. Vol. 84. P. 1466–1481.
- Burrows G.E. Anatomical aspects of root bud development in hop pine (*Araucaria cunninghamii*) // Austral. J. Bot. 1990. Vol. 38. P. 73–78.
- Cook C.D.K., Rutishauser R. Podostemaceae / The families and genera of vascular plants. Vol. 9. Berlin, 2007. P. 304–344.
- Coutts M.P. Factors affecting the direction of growth of tree roots // Ann. Sci. Forest. 1989. Vol. 46. P. 277–287.
- Decombeix A.-L., Taylor E.L., Taylor T.N. Root suckering in a Triassic conifer from Antarctica: paleoecological and evolutionary implications // Am. J. Bot. 2011. Vol. 98. P. 1222–1228.
- Del Tredeci P. Shoots from roots: a horticultural review // Arnoldia. 1995. Vol. 54. P. 11–19.
- Del Tredeci P. Sprouting in temperate trees: a morphological and ecological review // Bot. Rev. 2001. Vol. 67. P. 121–140.
- Dominíguez L., Sérsic A., Melville L., Peterson R.L. «Prepackaged symbioses»: propagules on roots of the myco-heterotrophic plant *Arachnitis uniflora* // New Phytol. 2006. Vol. 169. P. 191–198.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Göttingen, 1991. 248 s.
- Eusemann P., Petzold A., Thevs N., Schnittler M. Growth patterns and genetic structure of *Populus euphratica* Oliv. (Salicaceae) forests in NW China - implications for conservation and management // Forest Ecol. Manag. 2013. Vol. 297. P. 27–36.
- Frey B.R., Lieffers V.J., Landhäusser S.M., Comeau P.G., Greenway K.J. An analysis of sucker regeneration of trembling aspen // Can. J. For. Res. 2003. Vol. 33. P. 1169–1179.
- Glime J.M. Adaptive strategies: vegetative propagules / Bryophyte ecology. Vol. 1. Chapt. 4-10. Ebook sponsored by Michigan Technol. Univ. Inter. Ass. Bryol., 2017. 50 p.
- Groff P.A., Kaplan D.R. The relation of root systems to shoot systems in vascular plants // Bot. Rev. 1988. Vol. 54. P. 387–422.
- Guerrero-Campo J., Palacio S., Pérez-Rontomé C., Montserrat-Martí G. Effect of root system morphology on root-sprouting and shoot-rooting abilities in 123 plant species from eroded lands in North-east Spain // Ann. Bot. 2006. Vol. 98. P. 439–447.
- Guerrero-Campo J., Palacio S., Montserrat-Martí G. Plant traits enabling survival in Mediterranean badlands in northeastern Spain suffering from soil erosion // J. Veg. Sci. 2008. Vol. 19. P. 457–464.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical Trees and Forests - An architectural analysis. Berlin, Heidelberg, N.Y., 1978. 441 p.
- Hansen B., Kubitzki K. Balanophorales / The families and genera of vascular plants. Vol. 12. – Cham, Switzerland, 2015. P. 190–207.
- Hayashi A.H., Appezzato-da-Glória B. Resprouting from roots in four Brazilian tree species // Rev. Biol. Trop. 2009. Vol. 57. P. 789–800.
- Holm T. On the development of buds upon roots and leaves // Ann. Bot. 1925. Vol. 39. P. 867–881.
- Ikeuchi M., Ogawa Y., Iwase A., Sugimoto K. Plant regeneration: cellular origins and molecular mechanisms // Development. 2016. Vol. 143. P. 1442–1451.
- Kareem A., Radhakrishnan D., Sondhi Y., Aiyaz M., Roy M.V., Sugimoto K., Prasad K. De novo assembly of plant body plan: a step ahead of Deadpool // Regenerat. (Oxf.). 2016. Vol. 3. P. 182–197.
- Kitamura K., Takasu H., Hayashi K., Ohara M., Ohkawa T., Utech F.H., Kawano S. Demographic genetic analyses of the American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.). I. Genetic substructurings of northern populations in Quebec and Pennsylvania with root suckers // Pl. Sp. Biol. 2000. Vol. 15. P. 43–58.
- Klimeš L., Klimešová J. Root sprouting in *Rumex acetosella* under different nutrient levels // Pl. Ecol. 1999. Vol. 141. P. 33–39.
- Klimeš L., Klimešová J., Hendriks R., van Groenendael J. Clonal plant architectures: a comparative analysis of form and function / The ecology and evolution of clonal plants. Backhuys Publ. Leiden, 1997. P. 1–29.

- Klimešová J.* Root-sprouting in myco-heterotrophic plants: prepackaged symbioses or overcoming meristem limitation? // *New Phytol.* 2007. Vol. 173. P. 8–10.
- Klimešová J., de Bello F.* CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora // *J. Vegetat. Sci.* 2009. Vol. 20. P. 511–516.
- Klimešová J., Doležal J.* Are clonal plants more frequent in cold environments than elsewhere? // *Pl. Ecol. Divers.* 2011. Vol. 4. P. 373–378.
- Klimešová J., Doležal J., Prach K., Košnar J.* Clonal growth forms in Arctic plants and their habitat preferences: a study from Petuniabukta, Spitsbergen // *Polish Polar Res.* 2012. Vol. 33. P. 421–442.
- Klimešová J., Herben T.* Clonal and bud bank traits: patterns across temperate plant communities // *J. Veg. Sci.* 2015. Vol. 26. P. 243–253.
- Klimešová J., Herben T., Martínková J.* Disturbance is an important factor in the evolution and distribution of root-sprouting species // *Evol. Ecol.* 2017. Vol. 31. P. 387–399.
- Klimešová J., Klimeš L.* Resprouting of herbs in disturbed habitats: is it adequately described by Bellingham–Sparrow’s model? // *Oikos.* 2003. Vol. 103. P. 225–229.
- Klimešová J., Klimeš L.* CLO-PLA3: a database of clonal growth architecture of Central-European plants, 2006 (<http://clopla.butbn.cas.cz>).
- Klimešová J., Martínková J.* Intermediate growth forms as a model for the study of plant clonality functioning: an example with root sprouters // *Evol. Ecol.* 2004. Vol. 18. P. 669–681.
- Klimešová J., Martínková J., Herben T.* Horizontal growth: An overlooked dimension in plant trait space // *Perspec. Pl. Ecol., Evol. Syst.* 2018. Vol. 32. P. 18–21.
- Klimešová J., Pokorná A., Klimeš L.* Establishment growth and bud bank formation in *Epilobium angustifolium*: the effects of nutrient availability, plant injury and environmental heterogeneity // *Bot.* 2009. Vol. 87. P. 195–201.
- Klimešová J., Sosnová M., Martínková J.* Life-history variation in the short-lived herb *Rorippa palustris*: effects of germination date and injury timing // *Plant Ecol.* 2007. Vol. 189. P. 237–246.
- Koi S., Fujinami R., Kubo N., Tsukamoto I., Inagawa R., Imaichi R., Kato M.* Comparative anatomy of root meristem and root cap in some species of Podostemaceae and the evolution of root dorsiventrality // *Am. J. Bot.* 2006. Vol. 93. P. 682–692.
- Landhäusser S.M., Wan X.C., Lieffers V.J., Chow P.S.* Nitrate stimulates root suckering in trembling aspen (*Populus tremuloides*) // *Can. J. For. Res.* 2010. Vol. 40. P. 1962–1969.
- Latzel V., Dospělová L., Klimešová J.* Annuals sprouting adventitiously from the hypocotyl: their compensatory growth and implications for weed management // *Biol.* 2009. Vol. 64. P. 923–929.
- Leathwick D.M., Bourdôt G.W.* A conceptual model for the population dynamics of *Cirsium arvense* in a New Zealand pasture // *N. Z. J. Agric. Res.* 2012. Vol. 55. P. 371–384.
- Malíková L., Šmilauer P., Klimešová J.* Occurrence of adventitious sprouting in short-lived monocarpic herbs: a field study of 22 weedy species // *Ann Bot.* 2010. Vol. 105. P. 905–912.
- Martínková J., Klimešová J., Doležal J., Kolář F.* Root sprouting in *Knautia arvensis* (Dipsacaceae): effects of polyploidy, soil origin and nutrient availability // *Pl. Ecol.* 2015. Vol. 216. P. 901–911.
- Martínková J., Klimeš A., Klimešová J.* No evidence for nutrient foraging in root-sprouting clonal plants // *Basic App. Ecol.* 2018. Vol. 28. P. 27–36.
- Martínková J., Kočvarová M., Klimešová J.* Resprouting after disturbance in the short-lived herb *Rorippa palustris* (Brassicaceae): an experiment with juveniles // *Acta Oecol.* 2004. Vol. 25. P. 143–150.
- McNickle G.G., St Clair C.C., Cahill J.F.* Focusing the metaphor: plant root foraging behavior // *Trends Ecol. Evol.* 2009. Vol. 24. P. 419–426.
- McVeigh I.* Vegetative reproduction of the fern sporophyte // *Bot. Rev.* 1937. Vol. 3. P. 457–497.
- Pausas J.G., Lamont B.B., Paula S., Appezzato-da-Glória B., Fidelis A.* Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems // *New Phytol.* 2018. Vol. 217. P. 1435–1448.
- Peterson R.L.* The initiation and development of root buds / The development and function of roots. N.Y., 1975. P. 125–161.
- Pridgeon A.M., Chase M.W.* Subterranean axes in tribe Diurideae (Orchidaceae): Morphology-, anatomy, and systematic significance // *Amer. J. Bot.* 1995. Vol. 82. P. 1473–1495.
- Raju M.V.S., Coupland R.T., Steeves T.A.* On the occurrence of root buds on perennial plants in Saskatchewan // *Canad. J. Bot.* 1966. Vol. 44. P. 33–37.
- Rasmussen K.K., Kollmann J.* Genetic diversity, spatial patterns, and growth of root sprouts in a temperate tree at the northern distribution limit // *Ecosci.* 2007. Vol. 14. P. 250–258.
- Rauh W.* Die Bildung von Hypocotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen // *Nova Acta Leop.* 1937. Bd 4. S. 395–553.
- Rosspopoff O., Chelysheva L., Saffar J., Lecorgne L., Gey D., Caillieux E., Colot V., Roudier F., Hilson P., Berthome R., Da Costa M., Rech P.* Direct conversion of root primordium into shoot meristem relies on timing of stem cell niche development // *Development.* 2017. Vol. 144. P. 1187–1200.
- Roychoudhry S., Kieffer M., Del Bianco M., Liao C.-Y., Weijers D., Kepinski S.* The developmental and environmental regulation of gravitropic setpoint angle in *Arabidopsis* and bean // *Sci. Reports.* 2017. Vol. 7. Art. 42664.
- Silva T.C.R.* Cellular and molecular mechanisms underlying root sucker formation in *Arabidopsis lyrata*. Viçosa, 2017. 45 p.
- Sosnová M., van Diggelen R., Klimešová J.* Distribution of clonal growth forms in wetlands // *Aquatic Bot.* 2010. Vol. 92. P. 33–39.
- Stern W.L.* Anatomy of the Monocotyledons: X. Orchidaceae. Oxford, 2014. 262 p.
- The algae world. Springer Dord. Heid. N.Y., L., 2015. 598 p.
- Tilley G.E.D.* Biological Flora of the British Isles:

- Cirsium arvense* (L.) Scop. // J. Ecol. 2010. Vol. 98. P. 938–983.
- Vieira D.C.M., Scariot A., Sampaio A.B., Holl K.D. Tropical dry-forest regeneration from root suckers in central Brazil // J. Trop. Ecol. 2006. Vol. 22. P. 353–357.
- Wan X., Landhäuser S.M., Lieffers V.J., Zwiazek, J.J. Signals controlling root suckering and adventitious shoot formation in aspen (*Populus tremuloides*) // Tree Physiol. 2006. Vol. 26. P. 681–687.
- Wittrock V.B. Ueber Wurzelsprossen bei krautigarten Gewächsen, mit besonderer Rücksicht auf ihre verschiedene biologische Bedeutung // Bot. Zentralbl. 1884. Bd 17. S. 227–232, 257–264.

Поступила в редакцию / Received 21.02.2019

Принята к публикации / Accepted 19.06.2019

ROOT SPROUTING PLANTS: INSIGHT OF AGENDA

P.Yu. Zhmylev¹, G.A. Lazareva², O.V. Morozova³, I.V. Tatarenko⁴

Root sprouting is widespread among dicotyledonous plants. However, the various aspects of this phenomenon are not completely clear. In this regard, the review highlights the following topics: taxonomic, morphological and ecological diversity of root-sprouting plants, the origin of root sprouting and factors of root-borne shoots formation. Particular attention is paid to the differences in the approaches for determination the group of root-sprouting plants.

Key words: root-sprouting plants, root-borne shoots, factors of root-sprouting, diversity of root-sprout plants, clonal plants.

Acknowledgement: This research was supported by projects: 1) AAAA-A16-116021660037-7 “Mechanisms of structural and functional organization of vegetation and rational environmental management” (P.Yu. Zhmylev); 2) №. 0148-2019-0007 “Assessment of physico-geographical, hydrological and biotic changes in the environment and their consequences for creating the foundations for sustainable environmental management” (O. Morozova).

¹Zhmylev, Pavel Jurevich, Associate Professor, Geobotany Department, Faculty of Biology, Moscow State Lomonosov University (zhmylev@gmail.com); ²Lazareva, Galina Aleksandrovna, Associate Professor, Department of Ecology and Earth Science, State University “Dubna” (lazarevg@mail.ru); ³Morozova, Olga Vasilievna, Leading Researcher, Institute of Geography, Russian Academy of Sciences (olvasmor@mail.ru); ⁴Tatarenko, Irina Vasilievna, Senior Researcher, Research and Education Center, Moscow Pedagogical State University (tulotis@yandex.ru).